

УДК 581.151

А. Г. Ширяев

Широтные изменения видового богатства биоты клавариоидных грибов на трансекте Оман — Урал

Проведена оценка широтных изменений видового богатства клавариоидных грибов на модельной оман-уральской трансекте, протянувшейся на 6300 км с юга на север Евразии вдоль 58° в.д., от 20 до 80° с.ш. Изучены изменения в двух масштабах: 1) ячейки площадью 100 тыс. км² внутри 12 широтных зон (каждая по 5° широты) от тропических аридных пустынь Аравийского полуострова до арктических пустынь островов Новая Земля; 2) локалитеты площадью 100 км². В сумме пятьдесят локалитетов распределены внутри 12 широтных ячеек, представленных в предыдущем масштабе. Установлено, что на широтном градиенте видовое богатство клавариоидных грибов изменяется нелинейно: с севера на юг оно увеличивается, достигая максимума в диапазоне широт от 50 до 60° с.ш. (подтаежная и южнотаежная зоны), с дальнейшим снижением широты до пустынной зоны Омана — уменьшается; в арктических и тропических пустынях оказывается схожим. Общее число видов грибов, выявленных в 50 локалитетах, — 160.

Ключевые слова: Basidiomycota, клавариоидные грибы, биоразнообразие, широтно-зональное распределение, широтный градиент, трансекта, температура, база данных.

Биогеографическое правило Уоллеса, известное как широтный градиент разнообразия, постулирует снижение числа видов организмов (или таксонов иного ранга) в направлении от экватора к полюсам [8]. Подобные биогеографические построения преимущественно базируются на распределении разнообразия животных и растений [5], однако в целом эта глобальная модель наблюдается и для большинства групп организмов, в том числе наземных и морских, тепло- и холоднокровных таксонов, а также с пассивным или активным способом распространения в пространстве. Существование такого градиента прежде всего связывают с неравномерностью распределения тепла по поверхности планеты, но однозначного объяснения данному феномену не существует [8]. Это отражается в том, что для некоторых групп организмов отмечена обратная тенденция или же пик богатства приходится на средние широты.

Данные о закономерностях распределения таксономического разнообразия представителей Царства Грибов, одной из крупнейших групп организмов планеты, в биогеографии обычно не учитываются [5], хотя изучение этих закономерностей в микологии ведется давно [4, 12]. За последнее десятилетие получено немало данных, преимущественно на примере микромицетов, свидетельствующих, что грибам в целом свойствен обычный широтный тренд разнообразия с пиком видового богатства в тропиках. Для некоторых групп макромицетов показано, что максимальное число видов приходится на средние широты [10, 13, 18]. Отклонения от правила Уоллеса установлены и для других групп криптогамных организмов (представителей лишено- и бриофлоры) [7, 9].

Вместе с тем в оценках глобального распределения разнообразия грибов существует ряд проблем. Полученные оценки ставят под сомнение то, что к настоящему времени, по некоторым данным, выявлено лишь порядка 10% от предполагаемого мирового видового богатства микобиоты [6]. При этом до сих пор многие регионы планеты в силу разных причин остаются «белым пятном» в микологии. До сих пор не изучена проблема оценки пространственного распределения разнообразия микобиоты в различных масштабах, например при уменьшении площади изученных участков от 1 млн. км², 100 тыс., 100 и до 1 км².

Возможный выход из данной ситуации — выбор хорошо изученной группы макромицетов, широко распространенной на планете, легко выявляемой в природе. В качестве

© Ширяев А. Г., 2016

такой модельной группы предложены клавариоидные грибы (Basidiomycetes) — экоморфологическая полифелитическая группа афиллофороидных грибов, характеризующихся определенной жизненной формой базидиом. В мире насчитывается 662 вида таких грибов, объединяющих представителей 38 родов [11], распространенных на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Клавариоидные грибы играют важную роль в большинстве биомов суши, входя в состав трех основных функциональных групп грибов (сапротрофы, паразиты и симбионты), тем самым участвуя в ключевых биосферных процессах — почвообразовании и круговороте веществ [3]. Многолетние исследования географического распределения видового богатства этой группы грибов в 12 широтных зонах (каждая в 5° широты) в пределах Евразии и Африки севернее экватора (ЕАСЭ) позволили установить, что максимум видового богатства приходится на диапазон широт 40—50° с.ш. [3], т.е. распределение разнообразия клавариоидных грибов не соответствует правилу Уоллеса. Но как изменяется распределение видового богатства в отдельных секторальных частях ЕАСЭ? Есть ли особенности при изменении масштаба исследования территории?

В ЕАСЭ первые широтные исследования отдельных секторальных регионов проведены в пределах Новоземельско-Уральской горной страны, от 48 до 77° с.ш. Установлено, что для изученных участков площадью 50—100 тыс. км² пик видового богатства приходится на широты 56±2° с.ш., т.е. на подтаежные и южнотаежные экосистемы, тогда как в тундровых и пустынно-степных районах число видов крайне мало [1]. Исходя из географического положения Урала, протянувшегося узкой полосой вдоль 58° в.д., эта долготная трансекта может быть продолжена до Омана.

Цель работы — изучение характера изменения видового богатства биоты клавариоидных грибов на оман-уральской долготной трансекте, протянувшейся от тропических до арктических пустынь. В частности, поставлена задача оценить результаты изучения видового разнообразия клавариоидных грибов в зависимости от территориальных масштабов исследования (100 тыс. и 100 км²).

Район исследования. Оман-уральская долготная трансекта протянулась почти на 6300 км вдоль 58° в.д., от 20 до 80° с.ш., от аридных тропических пустынь, расположенных на восточной оконечности Аравийского полуострова, до арктических пустынь северной оконечности Северного острова Новой Земли (рис. 1). Трансекта пересекает тропический, субтропический, умеренный, субарктический и арктический климатические пояса в пределах двух флористических царств и четырех областей: Палеотропическое царство (Сахаро-Синдская область) и Голарктическое царство (области Средиземноморская, Бореальная и Арктическая). Трансекта проходит по территории Омана, Ирана, Туркменистана, Узбекистана, Казахстана, России.

Исследования клавариоидных грибов на данной трансекте имеют 20-летнюю историю. Наиболее продолжительные из них проведены на территории Новоземельско-Уральской горной страны: от островов Новой Земли (Ненецкий АО) до южной оконечности хребта Мугоджары в Казахстане (Актюбинская обл.) [1—3, 14—17]. В настоящий момент регион характеризуется как хорошо изученный в этом отношении и может быть представлен в качестве модельной долготной трансекты.

Распределение биоразнообразия грибов на трансекте исследовано на примере двух масштабов. Первый, называем его «ячейка», характеризуется площадью 100 тыс. км² и в «идеализированном случае» представляет ячейку (прямоугольник) в широтном направлении длиной 5° широты (порядка 555,5 км, с юга на север), например от 20 до 25° с.ш., от 25 до 30° с.ш. и т.д. В таком случае ширина прямоугольника составляет около 180 км. В зависимости от возможности проведения работ в различных удаленных регионах фор-

ма ячейки варьировала, иногда составляя 400×250 км или 333×300 км, тем самым приближаясь к форме квадрата. Изучены 12 широтных ячеек, расположенных с юга на север от 20 до 80° с.ш. и встроенных в границы широтных секторов размером в 5° широты. Обозначения ячеек в тексте следующие: например, 60° с.ш. — соответствует диапазону широт от 60°00' с.ш. до 64°59' с.ш., и т.д. (табл. 1).

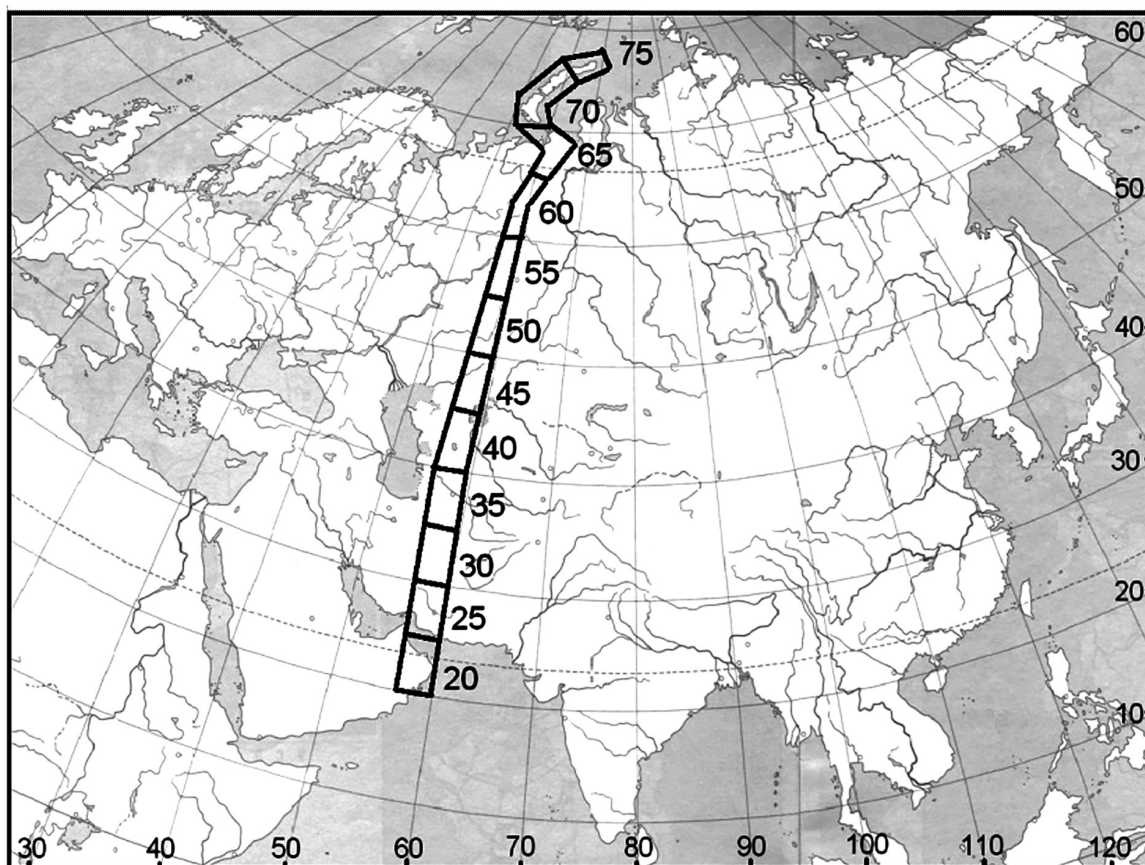


Рис. 1. Схематическое изображение оман-уральской долготной трансекты, подразделенной на 12 ячеек (по 5° широты, от 20 до 80° северной широты). Цифры около ячеек: 20, 25, 30... — соответствуют широтным диапазонам каждой из 12 широтных ячеек

Таблица 1

Перечень 12 широтных ячеек и 50 локалитетов клавариоидных грибов, исследованных на оман-уральской долготной трансекте

Природная зона	Ячейка, с.ш.	№	Название локалитета	Географические координаты
ПУт	20	1	Сахарные дюны [Sugar Dunes] (Оман, пров. Эль-Вуста)	20°23' с.ш., 57°56' в.д.
ПУт		2	Филим [Filim] (Оман, пров. Эль-Вуста)	20°36' с.ш., 58°11' в.д.
ПУт		3	Жебель Хадар [Jebel Khadar] (Оман, пров. Эш-Шаркия)	22°36' с.ш., 59°11' в.д.
ПУт		4	Вади Дима [Wadi Dima] (Оман, пров. Эш-Шаркия)	22°58' с.ш., 58°32' в.д.
ПУс	25	5	Танг [Tang] (Иран, пров. Систан и Белуджистан)	25°21' с.ш., 59°53' в.д.
ПУс		6	Джаск [Jask] (Иран, пров. Хормозган)	25°37' с.ш., 58°01' в.д.
ПУс		7	Ахвен [Ahven] (Иран, пров. Хормозган)	26°20' с.ш., 57°49' в.д.
ПУс	30	8	Гале Зари [Gale Zari] (Иран, пров. Южный Хорасан)	31°50' с.ш., 58°58' в.д.
ПУс		9	Найбанд [Nayband] (Иран, пров. Йезд)	32°22' с.ш., 57°29' в.д.
ПУс		10	Дейхук [Deyhuk] (Иран, пров. Йезд)	33°17' с.ш., 57°31' в.д.
ПУ(СТ)	35	11	Голмакан [Golmakan] (Иран, пров. Северный Хорасан)	36°28' с.ш., 59°09' в.д.
ПУ(СТ)		12	Кастан [Kastan] (Иран, пров. Северный Хорасан)	37°27' с.ш., 56°24' в.д.
ПУ(СТ)		13	Фирюза (Туркменистан, Ахалский велаят)	37°56' с.ш., 58°06' в.д.
ПУ(СТ)		14	Гермаб (Туркменистан, Балканский велаят)	38°29' с.ш., 56°25' в.д.

Продолжение табл. 1

Природная зона	Ячейка, с.ш.	№	Название локалитета	Географические координаты
ПУ ПУ ПУ ПУ	40	15	Капланкыр (Туркменистан, з-к Капланкыр)	41°13' с.ш., 57°36' в.д.
		16	Нукус (Узбекистан, Респ. Каракалпакстан)	42°30' с.ш., 59°31' в.д.
		17	Кунград (Узбекистан, Респ. Каракалпакстан)	43°01' с.ш., 58°55' в.д.
		18	Арал (Узбекистан, Респ. Каракалпакстан)	44°44' с.ш., 58°12' в.д.
ПУ СТ СТ СТ	45	19	Бозой (Казахстан, Актюбинская обл.)	46°14' с.ш., 58°49' в.д.
		20	Челкар (Казахстан, Актюбинская обл.)	47°49' с.ш., 59°37' в.д.
		21	Берчогур (Казахстан, Актюбинская обл.)	48°26' с.ш., 58°32' в.д.
		22	Кумсай (Казахстан, Актюбинская обл.)	49°29' с.ш., 58°31' в.д.
СТ ШЛ ШЛ ШЛ ПТ	50	23	Айтуар (Оренбургская обл., Оренбургский з-к)	51°04' с.ш., 57°53' в.д.
		24	Иргизлы (Респ. Башкирия, з-к Шульган-Таш)	52°57' с.ш., 57°00' в.д.
		25	Нугуш (Респ. Башкирия, НП Башкирия)	53°04' с.ш., 56°32' в.д.
		26	Инзер (Респ. Башкирия, Белорецкий р-н)	54°30' с.ш., 57°17' в.д.
		27	Иремель (Челябинская обл., Усть-Катавский р-н)	54°35' с.ш., 58°51' в.д.
ПТ ПТ ПТ ЮжТ СрТ	55	28	Таганай (Челябинская обл., НП Таганай)	55°13' с.ш., 59°47' в.д.
		29	Оленьи Ручьи (Свердловская обл., ПП Оленьи Ручьи)	56°30' с.ш., 59°16' в.д.
		30	Шигаево (Свердловская обл., Шалинский р-н)	57°21' с.ш., 58°41' в.д.
		31	Теплая Гора (Пермский край, Горнозаводской р-н)	58°29' с.ш., 59°08' в.д.
		32	Денежкин Камень (Свердловская обл., Карпинский р-н)	59°36' с.ш., 59°15' в.д.
СрТ СрТ СрТ СрТ СвТ	60	33	Кумба (Свердловская обл., Североуральский р-н)	60°08' с.ш., 59°38' в.д.
		34	Кваркуш (Пермский край, Красновишерский р-н)	60°07' с.ш., 58°46' в.д.
		35	Молебный Камень (Свердловская обл., Ивдельский р-н)	61°14' с.ш., 59°20' в.д.
		36	Ляга (Респ. Коми, Печоро-Илычский з-к)	62°28' с.ш., 58°58' в.д.
		37	Неройка (Ханты-Мансийский АО, Октябрьский р-н)	64°33' с.ш., 59°44' в.д.
ЛТ ЛТ ЛТ ЛТ ЛТ	65	38	Собь (Ямало-Ненецкий АО, Приуральский р-н)	67°05' с.ш., 65°50' в.д.
		39	Енганапэ (Респ. Коми, Воркутинский р-н)	67°25' с.ш., 65°01' в.д.
		40	Большое Щучье (Ямало-Ненецкий АО, Приуральский р-н)	67°49' с.ш., 66°23' в.д.
		41	Оченьрд (Респ. Коми, Воркутинский р-н)	68°01' с.ш., 65°28' в.д.
		42	Усть-Кара (Ненецкий АО, Заполярный р-н)	69°13' с.ш., 64°57' в.д.
ТУ ТУ ТУ ТУ ТУ	70	43	мыс Меньшикова (Ненецкий АО, Новая Земля)	70°43' с.ш., 57°34' в.д.
		44	Белужья Губа (Ненецкий АО, Новая Земля)	71°26' с.ш., 53°02' в.д.
		45	Гусиная Земля (Ненецкий АО, Новая Земля)	71°40' с.ш., 52°28' в.д.
		46	Северный (Ненецкий АО, Новая Земля)	73°18' с.ш., 54°26' в.д.
		47	губа Южная Сульменова (Ненецкий АО, Новая Земля)	74°15' с.ш., 55°31' в.д.
АП АП АП	75	48	залив Норденшельда (Ненецкий АО, Новая Земля)	75°20' с.ш., 57°21' в.д.
		49	мыс Пинегина (Ненецкий АО, Новая Земля)	76°31' с.ш., 65°31' в.д.
		50	мыс Желаний (Ненецкий АО, Новая Земля)	76°56' с.ш., 68°29' в.д.

Примечание: АП — арктическая пустыня, ТУ — тундра, ЛТ — лесотундра, СвТ — северная тайга, СрТ — средняя тайга, ЮжТ — южная тайга, ПТ — подтайга, ШЛ — широколиственные леса, ЛС — лесостепь, СТ — степь, ПУу — пустыня умеренная, ПУс — пустыня субтропическая, Пут — пустыня тропическая.

Второй масштаб исследования: территории площадью в 100 км², которые называем «локалитеты». В сумме изучено 50 локалитетов, которые распределены внутри 12 ячеек (как в предыдущем масштабе). В пустынных регионах Омана, Ирана, Средней Азии и в арктических пустынях Новой Земли (наиболее бедных по числу видов клавариоидных и природно-климатически однообразных) изучено по 3 локалитета внутри каждой широтной ячейки. В богатых районах, природно-климатически гетерогенных (таежных и неморальных лесах), исследовано по 5 локалитетов (табл. 1).

От Омана до Приполярного Урала (от 20 до 65° с.ш.) все изученные локалитеты укладываются в узкий диапазон долготы 58±2° в.д., тогда как севернее, в пределах Полярного Урала и островов Новая Земля, трансекта искривляется в восточном направлении, а затем в западном, что отражается на более широком разбросе локалитетов (рис. 2).

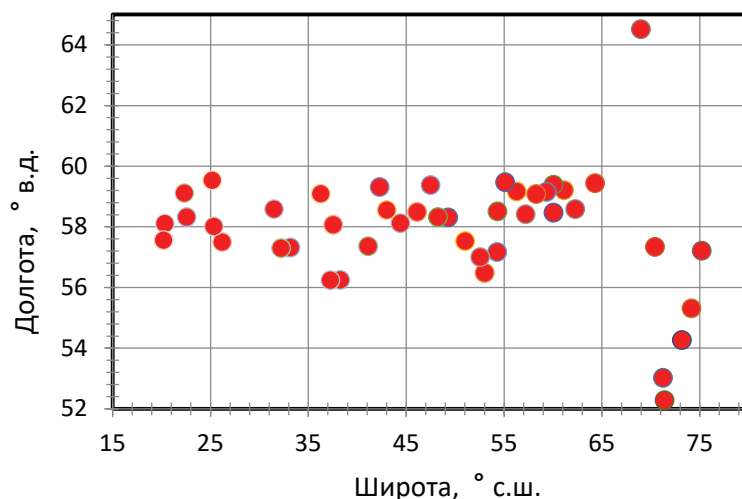


Рис. 2. Пространственное распределение 50 изученных локалитетов на оман-уральской долготной трансекте

Материалы исследования. За двадцатилетний период исследований трансекты автором накоплен богатый материал, представленный 988 образцами клавариоидных грибов, депонированных в микологической коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER). Порядка 12 000 записей (взятых из полевых дневников, анализа фотографий и данных, опубликованных другими исследователями, on-line баз данных), касающихся обнаружения клавариоидных грибов на изученной трансекте, внесены в базу данных CLAVARIA^{WORLD}, которая составляется автором и регулярно пополняется новыми данными на основе анализа всего возможного материала по клавариоидным в мире. К настоящему моменту база данных насчитывает более 74 000 единиц записей.

Из работы исключены адвентивные виды (*Ceratellopsis terrigena* Berthier, *Clavulinopsis aurantiocinnabarina* (Schwein.) Corner, *Ramaria brunneicontusa* R. H. Petersen и др.), а также виды с дискуссионным статусом (*Ramaria comitis* Schild, *Ramariopsis citrina* Schild и др.). Широтно-секторальное распределение видов этих двух групп по территории Северной Евразии представлено в работе [3].

Методы исследований. Основа работы — выявление видового богатства грибов для «ячеек» площадью в 100 тыс. км², тогда как «локалитеты» площадью 100 км² представляют вспомогательный инструмент, способствующий подтверждению (или опровержению) полученных результатов для ячеек. Выявленные результаты возможно сопоставить с «зонами» шириной 5° с.ш. в пределах ЕАСЭ [3].

При изучении разнообразия ячеек указывается число видов грибов, выявленных в локалитетах, расположенных внутри соответствующих ячеек (а не общее число видов грибов, выявленное в пределах всей ячейки). В работе используются данные только для «хорошо» изученных локалитетов, т.е. для локалитетов, где работы проведены в течение не менее двух лет, а в идеальном случае — различными коллекторами. Ввиду неодинаковой реакции клавариоидных на природно-климатические условия трансекты и преимущественного богатства группы в лесах (микобиота клавариоидных безлесных территорий — это обедненный вариант лесных аналогов) минимальное число единиц учета (собранных образцов, записей в дневнике, фотографий и т.д.), зарегистрированных для лесной зоны, составляет не менее 450, для тундровой и степной — 100, а для арктической и тропическо-пустынных — любое число единиц учета (например, в некоторых локалитетах не было выявлено ни одной единицы учета). Число видов грибов, приводимое для каждой из ячеек на основе суммирования числа видов, выявленных в локалитетах, со-

ставляет для тундровых и пустынных районов порядка 95—100%, а для лесных 85—95% от общего числа видов, известных в данной ячейке.

В таблице 1 используется термин «природная зона», обозначающий природные зоны и подзоны, где проведены работы. Номенклатура грибов соответствует Интернет-порталу IndexFungorum (<http://www.indexfungorum.org>, дата обращения к ресурсу 14.07.2016).

Результаты и обсуждение. Вопреки правилу Уоллеса на исследованной трансекте наиболее богатые ячейки соответствуют не низким широтам, а регионам, расположенным в диапазоне широт от 50 до 60° с.ш. (табл. 2). Здесь выявлено 116—129 видов клавариоидных грибов. Данные территории соответствуют зоне гидротермического оптимума для развития древесной растительности в Северной Евразии. Севернее этих широт, в направлении тундр, с ростом термического пессимума число видов снижается до 50 единиц севернее 65° с.ш. (в лесотундре) и далее до 4 видов севернее 75° с.ш. (арктические пустыни). Схожая тенденция выявлена и для «южного» направления, где отчетливо выражен рост дефицита влаги: в ячейке 50° с.ш. число видов резко снижается до 48, а в среднеазиатских пустынях — до 24, т.е. по сравнению с богатейшими ячейками число видов здесь ниже в 5 раз.

Таблица 2

Распределение видового состава клавариоидных грибов на оман-уральской долготной трансекте

Вид	Широтная ячейка												Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	
<i>Clavulina cinerea</i> (Bull.) J. Schröt.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		11
<i>Typhula micans</i> (Pers.) Berthier	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		11
<i>Typhula crassipes</i> Fuckel			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10
<i>Typhula culmigena</i> (Mont. et Fr.) Berthier				+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Clavulina coralloides</i> (L.) J. Schröt.		+		+	+	+	+	+	+	+	+		9
<i>Typhula setipes</i> (Grev.) Berthier			+	+	+	+	+	+	+	+	+		9
<i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner	+		+	+	+	+	+	+	+	+			9
<i>Macrotyphula juncea</i> (Alb. et Schwein.) Berthier			+	+	+	+	+	+	+	+			8
<i>Clavulinopsis helvola</i> (Pers.) Corner				+	+	+	+	+	+	+	+		8
<i>Clavaria argillacea</i> Fr.				+	+	+	+	+	+	+	+		8
<i>Clavaria falcata</i> Pers.				+	+	+	+	+	+	+	+		8
<i>Typhula variabilis</i> Riess				+	+	+	+	+	+	+	+		8
<i>Typhula caricina</i> P. Karst.						+	+	+	+	+	+		6
<i>Typhula hyalina</i> (Quél.) Berthier						+	+	+	+	+	+		6
<i>Typhula lutescens</i> Boud.						+	+	+	+	+	+		6
<i>Typhula graminum</i> P. Karst.					+	+	+	+	+	+	+		7
<i>Pterula subulata</i> Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+				8
<i>Artomyces pyxidatus</i> (Pers.) Jülich				+	+	+	+	+	+	+			7
<i>Clavaria fragilis</i> Holmsk.				+	+	+	+	+	+	+			7
<i>Typhula erythropus</i> (Pers.) Fr.				+	+	+	+	+	+	+	+		8
<i>Macrotyphula fistulosa</i> (Holmsk.) R. H. Petersen					+	+	+	+	+	+			6
<i>Typhula capitata</i> (Pat.) Berthier					+	+	+	+	+	+			6
<i>Mucronella calva</i> (Alb. et Schwein.) Fr.				+		+	+	+	+	+			6
<i>Typhula incarnata</i> Lasch ex Fr.				+		+	+	+	+	+			6
<i>Typhula phacorrhiza</i> (Reichard) Fr.				+		+	+	+	+	+			6
<i>Typhula spathulata</i> (Peck) Berthier				+		+	+	+	+	+			6
<i>Typhula uncialis</i> (Grev.) Berthier				+		+	+	+	+	+	+		7

Продолжение табл. 2

Вид	Широтная ячейка												Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	
<i>Typhula sclerotioides</i> (Pers.) Fr.						+	+	+	+	+			5
<i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff.) Donk						+	+	+	+	+			5
<i>Pterula gracilis</i> (Desm. et Berk.) Corner						+	+	+	+	+	+		6
<i>Ramaria eumorpha</i> (P. Karst.) Corner						+	+	+	+	+			5
<i>Ramaria flaccida</i> (Fr.) Bourdot			+	+	+	+	+	+	+				7
<i>Clavulina rugosa</i> (Bull.) J. Schröt.			+	+	+	+	+	+	+				7
<i>Ramaria stricta</i> (Pers.) Quél. s.l.			+	+		+	+	+	+				6
<i>Ramariopsis bififormis</i> (G. F. Atk.) R. H. Petersen				+		+	+	+	+				5
<i>Ramariopsis kunzei</i> (Fr.) Corner			+			+	+	+	+				5
<i>Clavaria incarnata</i> Weinm.			+	+			+	+	+				5
<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (L.) Donk				+			+	+	+				4
<i>Clavulinopsis fusiformis</i> (Sowerby) Corner				+			+	+	+				4
<i>Clavulinopsis laeticolor</i> (Berk. et M. A. Curtis) R. H. Petersen		+		+		+	+	+	+				6
<i>Ramaria curta</i> (Fr.) Schild				+		+	+	+					4
<i>Ramariopsis pulchella</i> (Boud.) Corner				+	+	+	+	+					5
<i>Ramariopsis crocea</i> (Pers.) Corner		+		+	+	+	+	+					6
<i>Clavulinopsis sulcata</i> Overeem		+											1
<i>Deflexula lilaceobrunnea</i> Corner			+	+									2
<i>Lentaria surculus</i> (Berk.) Corner			+	+									3
<i>Ramaria flavoalba</i> Corner				+									1
<i>Ramaria subaurantiaca</i> Corner				+									1
<i>Clavulina subrugosa</i> (Cleland) Corner				+									
<i>Ramaria botrytoides</i> (Peck) Corner				+			+						2
<i>Ramaria aurea</i> (Schaeff.) Quél.				+			+						2
<i>Ramaria holorubella</i> (G. F. Atk.) Corner				+			+						2
<i>Ramaria rubripermanens</i> Marret D. E. Stuntz				+				+					2
<i>Clavaria amoenoides</i> Corner, K. S. Thind et Anand				+			+	+					2
<i>Ramariopsis tenuicula</i> (Bourdot et Galzin) R. H. Petersen				+			+	+					3
<i>Clavulinopsis umbrinella</i> (Sacc.) Corner				+			+	+					3
<i>Typhula euphorbiae</i> (Fuckel) Fr.					+	+	+						3
<i>Clavaria zollingeri</i> Lév.						+	+	+					3
<i>Ramariopsis subtilis</i> (Pers.) R. H. Petersen						+	+	+					3
<i>Typhula olivascens</i> Berthier						+	+	+					3
<i>Ramaria flavobrunnescens</i> (G. F. Atk.) Corner						+	+	+	+				4
<i>Ramaria formosa</i> (Pers.) Quél.						+	+	+	+				4
<i>Ramaria flava</i> (Schaeff.) Quél.						+	+	+	+				4
<i>Ramaria testaceoflava</i> (Bres.) Corner						+	+	+	+				4
<i>Pterula rigida</i> Donk							+						1
<i>Ramaria bataillei</i> (Maire) Corner							+						1
<i>Ramaria broomei</i> (Cotton et Wakef.) R. H. Petersen							+						1
<i>Ramaria conjunctipes</i> (Coker) Corner							+						1
<i>Ramaria decurrens</i> (Pers.) R. H. Petersen							+						1

Продолжение табл. 2

Вид	Широтная ячейка												Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	
<i>Ramaria elegans</i> nomen prov.							+						1
<i>Ramaria ignicolor</i> Corner							+						1
<i>Ramaria lacteobrunnescens</i> Schild							+						1
<i>Ramaria largentii</i> Marr et D. E. Stuntz							+						1
<i>Ramaria magnipes</i> Marr et D. E. Stuntz							+						1
<i>Ramaria flavicingula</i> R. H. Petersen							+						1
<i>Ramaria mutabilis</i> Schild et R. H. Petersen							+						1
<i>Ramaria strasseri</i> (Bres.) Corner							+						1
<i>Ramaria subbotrytis</i> (Coker) Corner							+						1
<i>Sparassis brevipes</i> Krombh.							+						1
<i>Clavaria straminea</i> Cotton							+						1
<i>Ceratellopsis aculeata</i> (Pat.) Corner							+	+					2
<i>Clavaria asperulispora</i> G. F. Atk.							+	+					2
<i>Clavaria flavipes</i> Pers.							+	+					2
<i>Clavaria tenuipes</i> Berk. et Broome							+	+					2
<i>Ramaria lutea</i> (Vent.) Schild							+	+					2
<i>Ramaria neoformosa</i> R. H. Petersen							+	+					2
<i>Ramaria obtusissima</i> (Peck) Corner							+	+					2
<i>Ramaria rubella</i> (Schaeff.) R. H. Petersen							+	+					2
<i>Ramaria rufescens</i> (Schaeff.) Corner							+	+					2
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.							+	+					2
<i>Typhula hollandii</i> D. A. Reid							+	+					2
<i>Typhula pachypus</i> Berthier							+	+					2
<i>Typhula sphaeroidea</i> Remsberg							+	+					2
<i>Typhula struthiopteridis</i> Corner							+	+					2
<i>Typhula viticola</i> (Peck) Berthier							+	+					2
<i>Typhula piceicola</i> Berthier							+	+					2
<i>Ramaria pallida</i> (Schaeff.) Ricken							+	+	+				3
<i>Ceratellopsis sagittiformis</i> (Pat.) Corner							+	+	+				3
<i>Clavaria rosea</i> Fr.							+	+	+				3
<i>Clavulinopsis luteoalba</i> (Rea) Corner							+	+	+				3
<i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner							+	+	+				3
<i>Lentaria patouillardii</i> (Bres.) Corner							+	+	+				3
<i>Clavariadelphus truncatus</i> (Quél.) Donk							+	+	+				3
<i>Multiclavula mucida</i> (Pers.) R. H. Petersen							+	+	+				3
<i>Ramaria apiculata</i> (Fr.) Donk							+	+	+				3
<i>Ramaria botrytis</i> (Pers.) Ricken							+	+	+				3
<i>Ramaria eosanguinea</i> R. H. Petersen							+	+	+				3
<i>Ramaria flavescens</i> (Schaeff.) R. H. Petersen							+	+	+				3
<i>Ramaria gracilis</i> (Pers.) Quél.							+	+	+				3
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i> Corner							+	+	+				3
<i>Typhula anceps</i> P. Karst.							+	+	+				3
<i>Typhula quisquiliaris</i> (Fr.) Corner							+	+	+				3
<i>Typhula subvariabilis</i> Berthier							+	+	+				3

Продолжение табл. 2

Вид	Широтная ячейка												Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	
<i>Typhula trifolii</i> Rostr.							+	+	+				3
<i>Lentaria byssiseda</i> Corner							+	+	+	+			4
<i>Lentaria dendroidea</i> (O. R. Fr.) J. H. Petersen							+	+	+	+			4
<i>Clavariadelphus sachalinensis</i> (S. Imai) Corner							+	+	+	+			4
<i>Clavicornia taxophila</i> (Thom) Doty							+	+	+	+			4
<i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél.							+	+	+	+			4
<i>Typhula ishikariensis</i> S. Imai							+	+	+	+			4
<i>Ramaria suecica</i> (Fr.) Donk							+	+	+	+			4
<i>Typhula chamaemori</i> L. Holm et K. Holm							+	+	+	+			4
<i>Typhula todei</i> Fr.							+	+	+	+			4
<i>Typhula schoeni</i> Olariaga et Salcedo								+					1
<i>Macrotyphula rigida</i> Berthier								+					1
<i>Multiclavula delicata</i> (Fr.) R. H. Petersen								+					1
<i>Pistillaria paradoxa</i> (P. Karst.) Corner								+					1
<i>Pistillina brunneola</i> Pat.								+					1
<i>Ramaria karstenii</i> (Sacc. et P. Syd.) Corner								+					1
<i>Ceratellopsis acuminata</i> (Fuckel) Corner								+					1
<i>Ceratellopsis terrigena</i> Berthier								+					1
<i>Clavaria greletii</i> Boud.								+					1
<i>Clavaria citriceps</i> G. F. Atk.								+					1
<i>Clavaria pullei</i> Donk								+					1
<i>Ramaria subdecurrens</i> (Coker) Corner								+					1
<i>Ramaria subtilis</i> (Coker) Schild								+					1
<i>Ramaria tsugina</i> (Peck) Marr et D. E. Stuntz								+					1
<i>Typhula latissima</i> Remsberg								+					1
<i>Typhula thaxteri</i> (Burt) Berthier								+					1
<i>Typhula umbrina</i> Remsberg								+					1
<i>Clavulinopsis citrinoalba</i> (F. H. Møller) Corner								+	+				2
<i>Ceratellopsis equiseticola</i> (Boud.) Corner								+	+				2
<i>Lentaria subcaulescens</i> (Rebent.) Rauschert								+	+				2
<i>Ramaria fennica</i> (P. Karst.) Ricken								+	+				2
<i>Ramaria ochrochlora</i> Furrer-Ziogas et Schild								+	+				2
<i>Typhula abietina</i> (Fuckel) Corner								+	+				2
<i>Ramariopsis subarctica</i> Pilát								+	+	+			3
<i>Ramaria corrugata</i> (P. Karst.) Schild								+	+	+			3
<i>Clavaria fumosa</i> Pers.								+	+	+			3
<i>Clavaria purpurea</i> Fr.								+	+	+			3
<i>Clavaria sphagnicola</i> Boud.								+	+	+			3
<i>Mucronella bresadolae</i> (Quél.) Corner								+	+	+			3
<i>Artomyces cristatus</i> (Kauffman) Jülich									+				1

Продолжение табл. 2

Вид	Широтная ячейка												Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	
<i>Macrotyphula tremula</i> Berthier									+				1
<i>Ramaria roellinii</i> Schild									+				2
<i>Clavulinopsis luteonana</i> Schild									+	+			2
<i>Pterula scleroticicola</i> Berthier									+	+			2
<i>Clavulinopsis luteo-ochracea</i> (Cavara) Corner									+	+	+		3
<i>Multiclavula corynoides</i> (Peck) R. H. Petersen									+	+	+	+	5
<i>Multiclavula vernalis</i> (Schwein.) R. H. Petersen									+	+	+	+	5
Число видов	3	7	12	41	20	48	116	129	91	50	22	4	
Число родов	3	6	10	13	8	11	16	18	14	13	5	2	
Видовая насыщенность рода	1.0	1.2	1.2	3.1	2.5	4.4	7.2	7.2	6.5	3.8	4.4	2.0	

В ячейке 35° с.ш. отмечен рост разнообразия в 2 раза, до 41 вида. Это связано с расположением ячейки в пределах хр. Копетдаг и Северо-Восточного Ирана. Здесь благодаря наличию высотной поясности выпадает больше осадков по сравнению с равнинными пустынями и, следовательно, растительность и ассоциированная с ней микобиота несколько богаче. Данный район — это «мост», связывающий биоты средиземноморских и неморальных лесов Европы (через кавказско-южнокаспийские леса) с индийскими аналогами (Восточно-Азиатской биогеографической областью в Афганистане и Пакистане). Леса, развивающиеся в долинах рек Юго-Западного Копетдага, — это осколки гирканской биоты, существовавшей здесь в начале голоцена, в более влажную эпоху. В целом на Юго-Западном Копетдаге и прилегающих территориях Юго-Восточного Каспия (Северо-Восточного Ирана) в сумме выявлено большее число видов клавариоидных грибов по сравнению с числом, представленным в данном исследовании. Однако в этой работе указано видовое богатство, строго привязанное к конкретным локалитетам.

В пустынных районах Омана и Ирана, в диапазоне широт от 20 до 35° с.ш., выявлено крайне мало видов клавариоидных грибов (3—14). Самая южная ячейка, соответствующая пустынным районам Омана, включает всего 3 вида, что в 43 раза ниже по сравнению с богатейшей ячейкой, объединяющей подтаежные и южнотаежные районы. Для рассматриваемого масштаба видовое богатство клавариоидных в тропических пустынях Омана и Ирана схоже с таковым в арктических пустынях островов Новая Земля (табл. 2). Следовательно, классический широтный градиент не свойствен биоте клавариоидных грибов, развивающейся на данной трансекте, для ячеек площадью 100 000 км².

С чем связан подобный результат, отличный от закономерностей, присущих глобальному широтному градиенту разнообразия? Возможно, малое видовое богатство клавариоидных в «южных» ячейках объясняется небольшим количеством изученных локалитетов по сравнению с лесными, богатыми аналогами.

Видовое богатство среди 50 исследованных локалитетов варьирует от 0 до 79 видов. Наиболее богатые из них расположены в диапазоне широт 54—57° с.ш. (№ 28 Таганай, № 26 Инзер и № 29 Оленьи Ручьи), они включают 79—77 видов. Также одни из богатейших локалитетов выявлены в диапазоне широт 52—59° с.ш. (№ 24 Иргизлы, № 27

Иремель, № 30 Шигаево, № 32 Денежкин Камень), включающие 76—75 видов (рис. 3). Таким образом, расположение наиболее богатых локалитетов на трансекте соответствует схожему диапазону широт, как и для ячеек, т.е. 52—59° с.ш.

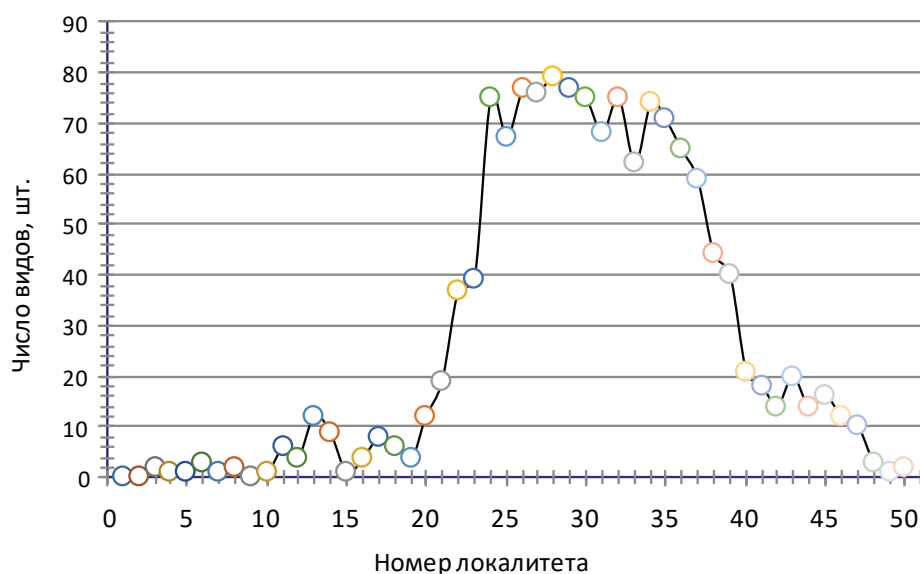


Рис. 3. Видовое богатство 50 исследованных локалитетов

Севернее и южнее указанного диапазона широт число видов резко снижается, составляя минимум в арктических криофильных и тропических/умеренных аридных пустынях. В арктических пустынях Новой Земли отсутствуют локалитеты, где бы не были выявлены клавариоидные (всегда обнаруживается 1—3 вида), тогда как в аридных пустынях Омана, Ирана, Узбекистана треть всех локалитетов характеризуется нулевым уровнем видового богатства. Этот результат не соответствует правилу Уоллеса, что совпадает с результатом, полученным для ячеек. В целом в 50 локалитетах, изученных на трансекте, выявлено 160 видов клавариоидных грибов (табл. 2), что составляет 24,2% от общего числа видов группы, известных в мире.

Заключение. На оман-уральской долготной трансекте для обоих изученных масштабов минимальное число видов выявлено в районах с экстремальным климатом для клавариоидных и отсутствием доступного субстрата для развития мицелия и образования базидиом — в арктических и тропических пустынях. При этом в арктических пустынях клавариоидные были выявлены во всех локалитетах, тогда как в тропических пустынях треть локалитетов характеризуется нулевым видовым богатством. С другой стороны, пики богатства для обоих масштабов приходятся на схожие широты: 50—60° с.ш. для ячеек и 52—59° с.ш. для локалитетов (на подтаежные и южнотаежные леса), где выявлено 129—116 и 79—75 видов соответственно.

Установленный результат для обоих масштабов (100 000 км² «ячейки» и 100 км² «локалитеты») оказывается близок с ранее полученными данными для более крупных территорий — «зон» размером в 5 градусов широты ЕАСЭ [3]. Для «зон» богатейшими являются регионы в диапазоне широт 40—45° с.ш., тогда как к экватору число видов снижается на треть и лишь немногие виды выявлены севернее 75° с.ш. Таким образом, для трех масштабов в пределах ЕАСЭ распределение видового богатства клавариоидных грибов не соответствует правилу Уоллеса.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (№ 16-35-60093 мол_а_дк).

Список использованной литературы

1. Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 193 с.
2. Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. 2008. Т. 42. С. 130—141.
3. Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2014. 304 с.
4. Ячевский А. А. Основы микологии. Л. : Ленсельхозгиз, 1933. 1038 с.
5. Beck J., Ballesteros-Mejia L., Buchmann C. M. et. al. What's on the horizon for macroecology? // *Ecography*. 2012. Vol. 35. P. 673—683.
6. Blackwell M. The Fungi: 1, 2, 3.. 5.1 million species? // *Am. J. Bot.* 2011. Vol. 98 (3). P. 426—438.
7. Feuerer T., Hawksworth D. L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions // *Biodivers. Conserv.* 2007. Vol. 16. P. 85—98.
8. Gaston K. J., Blackburn T. M. Pattern and process in macroecology. Oxford : Blackwell Publ., 2000. 392 p.
9. Geffert J. L., Frahm J.-P., Bartholott W., Mutke J. Global moss diversity: spatial and taxonomic patterns of species richness // *J. Bryology*. 2013. Vol. 35(1). P. 1—11.
10. Ginns J. How many species are there? // *Folia Crypt. Est.* 1998. Fasc. 33. P. 29—33.
11. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. V. & Stalpers J. A. Ainsworth & Bisby's Dictionary of Fungi. 10th ed. CAB International, Wallingford, 2008.
12. Lodge D. J., Chapela I., Samuels G. et al. A survey of patterns of diversity in non-lichenized fungi // *Mitt. Eidgenoss. Forsch. anst. Wald Schnee Landsch.* 1995. Vol. 70 (1). P. 157—173.
13. Peay K. G., Kennedy P. G., Talbot J. M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome // *Nature*. July 2016. Vol. 14. P. 434—447.
14. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. I. Borealforestzone // *Микология и фитопатология*. 2004. Т. 38, вып. 4. С. 59—72 (in English).
15. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arcticzone // *Микология и фитопатология*. 2006. Т. 40, вып. 4. С. 294—306 (in English).
16. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone // *Karstenia*. 2007. Vol. 47(1). P. 27—45.
17. Shiryaev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic // *North American Fungi*. 2010. Vol. 5(5). P. 67—84.
18. Tedersoo L., Bahram M., Pöhlme S. et al. Global diversity and geography of soil fungi // *Science*. 2014. Vol. 346, issue: 6213.1256688.

Поступила в редакцию 12.09.2016

Ширяев Антон Григорьевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
Институт экологии растений и животных УрО РАН
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

UDC 581.151

A. G. Shiryaev

Longitudinal changes of clavarioid-type mycobiota species richness at Oman-Ural transect

The article dwells on the longitudinal changes in the variety of clavarioid mycobiota species richness at Oman-Ural transect stretching for 6,300 km from south to north of Eurasia along the 58° E, from 20° to 80° N. The research was carried out in two grids: 1) the “cells” of 10000 km² in 12 latitude zones (5° latitude each) from the tropical arid deserts of the Arabian Peninsula to the Arctic cryophilic desert of Novaya Zemlya islands; 2) the “localities” of 100 km² with fifty localities distributed in the same 12 meshes as in the previous grid. The results show that the distribution of clavarioid-type mycobiota along the transect does not meet the latitudinal gradient of diversity in both grids. In both cases, the species variety peaks in the range of latitudes from 50° to 60° N (in the hemiboreal and southern boreal forests), whereas with the reduction of latitude the number of species decreases dramatically. Species variety in the Arctic and tropical deserts is similar. The total number of fungal species in 50 studied localities is 160.

Key words: biodiversity, zonal distribution, latitudinal gradient, transect, temperature, database, clavarioid fungi, Basidiomycota.

Shiryaev Anton Grigorievich, Doctor of Biological Science, Leading researcher
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural branch of the Russian Academy of Sciences
Russian Federation, 620144, Ekaterinburg, ul. 8 Marta, 202
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

References

1. Shiryaev A. G. *Klavarioidnye griby Urala : dis. ... kand. biol. nauk* [Clavarioid-type fungi in the Urals: Cand. Dis.]. St. Petersburg, 2006. 193 p. (In Russian)
2. Shiryaev A. G. *Klavarioidnye griby poluostrova Yamal* [Clavarioid-type fungi in Yamal Peninsula]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2008, vol. 42, pp. 130—141. (In Russian)
3. Shiryaev A. G. *Prostranstvennaya differentsiatsiya bioty klavarioidnykh gribov Rossii: ekologo-geograficheskii aspekt : dis. ... d-ra biol. nauk* [The spatial differentiation of clavarioid-type fungi biota in Russia: ecological and geographical aspect: Dr. Dis.]. Moscow, 2014. 304 p. (In Russian)
4. Yachevskii A. A. *Osnovy mikologii* [Fundamentals of Mycology]. Leningrad, Lensei'khozgiz Publ., 1933. 1038 p. (In Russian)
5. Beck J., Ballesteros-Mejia L., Buchmann C. M. et al. What's on the horizon for macroecology? *Ecography*, 2012, vol. 35, pp. 673—683.
6. Blackwell M. The Fungi: 1, 2, 3.. 5.1 million species? *Am. J. Bot.*, 2011, vol. 98 (3), pp. 426—438.
7. Feuerer T., Hawksworth D. L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. *Biodivers. Conserv.*, 2007, vol. 16, pp. 85—98.
8. Gaston K. J., Blackburn T. M. *Pattern and process in macroecology*. Oxford, Blackwell Publ., 2000. 392 p.
9. Geffert J. L., Frahm J.-P., Bartholott W., Mutke J. Global moss diversity: spatial and taxonomic patterns of species richness. *J. Bryology*, 2013, vol. 35 (1), pp. 1—11.
10. Ginns J. How many species are there? *Folia Crypt. Est.*, 1998, fasc. 33, pp. 29—33.
11. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. V. & Stalpers J. A. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of Fungi*. 10th ed. CAB International, Wallingford, 2008.
12. Lodge D. J., Chapela I., Samuels G. et al. A survey of patterns of diversity in non-lichenized fungi. *Mitt. Eidgenoss. Forsch. anst. Wald Schnee Landschaft.*, 1995, vol. 70 (1), pp. 157—173.
13. Peay K. G., Kennedy P. G., Talbot J. M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature*, July 2016, vol. 14, pp. 434—447.
14. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. I. Borealforestzone. *Mikologiya i fitopatologiya — Mycology and Phytopathology*, 2004, vol. 38, is. 4, pp. 59—72 (In English).
15. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arcticzone. *Mikologiya i fitopatologiya — Mycology and Phytopathology*, 2006, vol. 40, is. 4, pp. 294—306 (In English).
16. Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone. *Karstenia*, 2007, vol. 47(1), pp. 27—45.
17. Shiryaev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic. *North American Fungi*, 2010, vol. 5 (5), pp. 67—84.
18. Tedersoo L., Bahram M., Pölme S. et al. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, vol. 346, is. 6213.1256688.